动　物　学　研　究　2013，Jun. 34(3): 196−203　　CN 53-1040/Q　ISSN 0254-5853
Zoological Research　　DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.3.0196

同一噪音环境下武夷湍蛙与凹耳蛙的求偶鸣声特征比较及其适应策略

张　方*，陈　潘，赵书仪

安徽师范大学 生命科学学院，安徽 芜湖　241000

摘要：为了解同域分布的两种无尾两栖类动物武夷湍蛙（*Amolops wuyiensis*)和凹耳蛙（*Odorrana tormotus*)在高噪音环境下的求偶鸣声特征及其适应策略，该研究利用超声录音设备录制并分析了繁殖季节武夷湍蛙和凹耳蛙雄性个体在同一噪音环境下的求偶鸣声。结果显示，繁殖期武夷湍蛙在不同时段均能发出 3~6 个音节数不等的单一鸣声，每个音节由 2~10 个声脉冲组成，鸣声平均持续时间为 2198.20 ms，主频为 2231.90 Hz，信噪声强差为 33.00 dB，且鸣声不含超声组分，不具备超声通讯的基础。凹耳蛙在每天的 18:00—21:00 有集中鸣叫行为，鸣声平均持续时间为 331.80 ms，主频为 6 665.50 Hz，信噪声强差为 37.00 dB，且鸣声谐波包含超声组分，与前人描述一致。经进一步分析发现，武夷湍蛙和凹耳蛙的鸣声主频和声强均高于背景噪音，噪音不会对其鸣声产生掩蔽作用。通过比较分析得知，武夷湍蛙鸣声主频率<凹耳蛙，推测其声信号传播距离相对后者更远，该蛙在噪音环境下有可能通过调整自身的发声策略(即采用多音节鸣叫声、增加鸣叫时长和鸣叫频次等)来完成种内通讯，并通过改变鸣声时长来体现雄性自身的品质，以便提高对雌性的吸引力。而相同噪音环境下的凹耳蛙则可能采用较为节约能量的方式提高声信号频率的通讯策略，完成种内竞争和交流。

关键词：武夷湍蛙；凹耳蛙；噪音；求偶鸣声；适应策略

中图分类号：Q959.5+3; Q437　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：0254-5853-(2013)03-0196-08

Comparison of mating calls and adaptive strategies of *Amolops wuyiensis* and *Odorrana tormotus* (Anura) in noise-controlled environments

Fang ZHANG*, Pan CHEN, Shu-Yi ZHAO

College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu　241000, China

Abstract: In order to understand the acoustic characteristics and adaptive strategies of sympatric male *Amolops wuyiensis* and male *Odorrana tormotus* in environments controlled for high noise levels, we recorded and analyzed the advertisement calls produced by individual males during breeding season. The results show that *A. wuyiensis* produced a single type of call composed of variable syllables (from 3 to 6 syllables) with 2~10 pulses over different time periods. The average values of call duration, dominant frequency and signal noise ratio were 2 198.20 ms, 2 231.90 Hz and 33.00 dB respectively. There were no ultrasonic elements in *A. wuyiensis* calls and they did not have the basis of ultrasonic communication. The average values of call duration, dominant frequency and signal noise ratio of *O. tormotus* were 331.80 ms, 6665.50 Hz and 37.00 dB respectively. Call structure of *O. tormotus* was consistent with previous studies. The noise did not mask the calls from the male *A. wuyiensis* and male *O. tormotus,* which have higher frequencies and amplitudes. To fulfill the intra-species communication in a noise-controlled environment, the *A. wuyiensis* male, which has a low vocal frequency and long transmission length, varied vocal frequency, composition, and duration, the latter of which serves to attract females. By contrast, the male *O. tormotus* increased vocal frequency, which reduces the energy expended on intra-species communication.

Keywords: *Amolops wuyiensis*; *Odorrana tormotus*; Noise; Mating Advertisement call; Adaptive strategy

环境中的噪音会干扰动物之间的声音通讯，即噪音的遮蔽作用将使得信号的发现和识别都更加困难 (Brumm & Slabbekoorn，2005；Bee & Micheyl，2008)。通常，动物在声通讯过程中会采用不同的策

收稿日期：2012-12-14；接受日期：2013-02-21

基金项目：国家自然科学基金 (31272326)；安徽省教育厅重点项目 (KJ2012A142)

*通信作者(Corresponding author)，E-mail: biozhf@mail.ahnu.edu.cn

第一作者简介：张方(1973−)，男，博士，副教授，主要从事动物生态及保护生物学研究

略以抵消噪音的不利影响 (Parks et al，2011)。例如，在高噪音环境下提高鸣叫振幅 (Lombard effect) (Brumm，2004)、改变发声频率(Halfwerk & Slabbekoorn，2009)或者调整发声时间等 (提高鸣叫率、延长鸣叫时间、改变鸣叫起始时间以及避开噪音时段等) (Cynx et al，1998；Ward et al，2003；Brumm & Slabbekoorn，2005)。除噪音外，性比也影响某些动物的鸣声特征，例如，雄蛙会根据性比情况调整其鸣叫率、鸣叫持续时间、鸣叫复杂性或者提高鸣叫的脉冲率等对其他雄性鸣叫作出反映(Ryan，1985；Wells，1988)。当周围环境中仅出现较少雄性竞争者时，雄性通过维持低鸣叫努力以保存能量，而一旦雄性竞争者较多时，雄蛙就会提高鸣叫努力以及能量支出 (Ryan，2001)。

凹耳蛙 (*Odorrana tormotus*)是首个被发现具有超声听力的两栖动物，其在高噪声环境下采用高频声信号通讯的策略可能是适应喧闹生境以及发声与听觉系统“协同进化”的结果 (Feng et al，2006；Shen et al，2008)。随后，Arch et al (2008, 2009)发现婆罗洲岛的涧蛙 (*Huia cavitympanum*)的外耳道具有与凹耳蛙相似的凹陷结构，也具有超声通讯的能力，甚至可以发出完全的超声频段进行种内通讯。当然，并非所有生活在高噪音环境下的物种均需依靠声通讯来完成种内或种间交流，例如，在非洲生活在高噪音环境(瀑布下)的蟾蜍(*Nectophrynoides asperginis*)，其鼓膜消失，听觉完全退化，但眼睛很大，视力极其发达，可依靠敏锐的视觉完成种内识别 (Arch et al，2011)。以上研究表明，两栖类动物为适应噪音环境，在漫长的演化过程中已经出现了一系列适应环境的形态和行为机制。

黄山浮溪的武夷湍蛙 (*Amolops wuyiensis*)与凹耳蛙生活在同一生境中，两者繁殖期皆活跃于背景噪音很大的湍急溪流中。为了解武夷湍蛙在高噪音环境下的通讯策略，我们在繁殖季节利用超声录音设备录制了武夷湍蛙与凹耳蛙雄性个体的求偶鸣声，通过比较分析两者的求偶鸣声特征以及发声行为，探究其在同一生境中的不同适应策略。

1　材料与方法

1.1　研究地点与研究对象

本研究地点位于黄山汤口浮溪 (N30°05′，E118°08′)，海拔 550~650 m，年平均降雨量～2 390 mm (Feng et al, 2002)。实验期间，蛙鸣叫地点的外界温度变化范围为 15.5~19.0 ℃，湿度为 60%~100%。

凹耳蛙为我国特有种，分布于浙江和安徽等地，栖息于海拔 380~700 m 的山涧溪流附近，因雄蛙鼓膜凹陷形成耳道而得名。雄蛙具一对咽侧下外声囊，雌蛙鼓膜微凹陷，雌、雄个体差异较大且雌性 (体长 59.5 mm)大于雄性 (体长 33.0 mm)。凹耳蛙每年 4 月中旬陆续出眠，5 月份集聚于溪边活动 (Chen，1991)。武夷湍蛙分布于福建、浙江及安徽等地，多生活于海拔 600~1 300 m 的山区湍流或小溪流附近，常见于皖南山溪。武夷湍蛙雌、雄个体差异较小且雄蛙 (体长 40.7 mm)略小于雌蛙(体长 49.8 mm)，雄蛙具一对咽侧下内声囊。在黄山地区约 5 月下旬至 7 月为其繁殖期 (Chen，1991)。

1.2　声音录制

2012 年 4—5 月，野外录制两种蛙的雄体求偶鸣声。每种蛙分别录制 10 个个体，每个目标个体连续录音大于 10 声，采用便携式专业录音机 (Sound Devices，Model 702，Sound Devices，WI，USA；frequency range：10 Hz~96 kHz)并连接超声话筒 (G.R.A.S. 40BE，G.R.A.S. Sound &Vibration A/S，Holte，Denmark, frequency range：5 Hz~100 kHz)，于蛙鸣叫最集中的 05:00—09:00 及 17:00—23:00 进行录制。根据叫声位置寻找并确定目标个体以避免重复录制，一人持话筒慢慢靠近目标个体，距离~0.5 m，另外一人用头灯光束照射目标个体(凌晨或晚上时使用)，同时用数码摄像机 (Cannon, Model HF-M40，Japan)记录发声行为。录音后，捕捉目标个体并带回实验室测量体长(精确到 0.02 mm)及体重 (精确到 0.1 g)，第二天放回捕捉地。此外，我们还在研究区域选取了一条 100 m 的样线，连续 5 d 于 06：00—24：00 记录两种蛙鸣叫时段分布 (其中 2 d 还从 24：00—06：00 每隔 1 h 记录一次蛙鸣叫)。

1.3　声音和数据分析

利用 Batsound Pro vs.3.31 (Electronik，Uppsala，Sweden) 作示波图 (oscillograms)、语谱图 (spectrograms)和能谱图 (power spectrum)。声音采样率为 96 kHz 和 192 kHz，能谱图采用哈明窗 (Hamming)分析，精度为 21.5 Hz，分析衰减为 60 dB。利用 Sound Analysis pro v1.2 (Ofer Tchernichovski & Mitra，Ccny，America)对鸣声特征参数进行定量分析，数据以 Excel 表格形式导出。分析的声音参

数包括鸣叫持续时间或鸣声时程(ms)、音节数、音节持续时间 (ms)、音节间隔 (ms)、主频 (Hz)、脉冲率 (1/s)及信噪声强差 (鸣声与背景噪音声强差值 dB)等 (各参数定义详见 Bee，2004；Yu & Zheng, 2009)。

利用变异系数(*CV*=*SD*×100/mean)分析声音参数的个体间差异程度。采用独立样本 *t*-test 分析两种蛙在同一参数上是否存在差异。利用一元线性回归分析蛙的身体大小(吻端到泄殖腔的距离)与鸣叫时长之间的关系。

2 结 果

2.1 鸣叫时间谱和声图分析

06：00—24：00 的不同时间段均可听到武夷湍蛙鸣声，但无集中鸣叫现象 (图 1)。通常半径 5 m 范围内不会有两只雄蛙同声鸣叫，一只雄蛙鸣叫结束后，另一只才会开始。雄蛙多喜在溪水较平缓处裸露小石块上或溪流中水流湍急处大石块的背面鸣叫，未发现在溪流之外的灌木丛及石滩鸣叫。鸣叫时身体一般不会完全离开水面或仅微高于水面，白天反应灵敏，遇到惊吓立即入水，夜晚行动较迟缓。通常一只雄蛙鸣叫时，四周会有数只雌蛙零散分布在溪水中大石块的背面。未发现求偶期雄蛙间的竞争打斗行为。武夷湍蛙雄蛙求偶时发出清脆响亮的“gua、gua、gua”鸣声，20 m 外可听到，每次鸣叫通常有 3~6 声组成 (图 2)，每声鸣叫声囊完成一次扩张和收缩。武夷湍蛙的雄性求偶鸣声每声含有 2~10 个声脉冲，即由多个超短音节组成，不同个体间或同一个体的不同叫声均有差异 (图 2，图 3)，

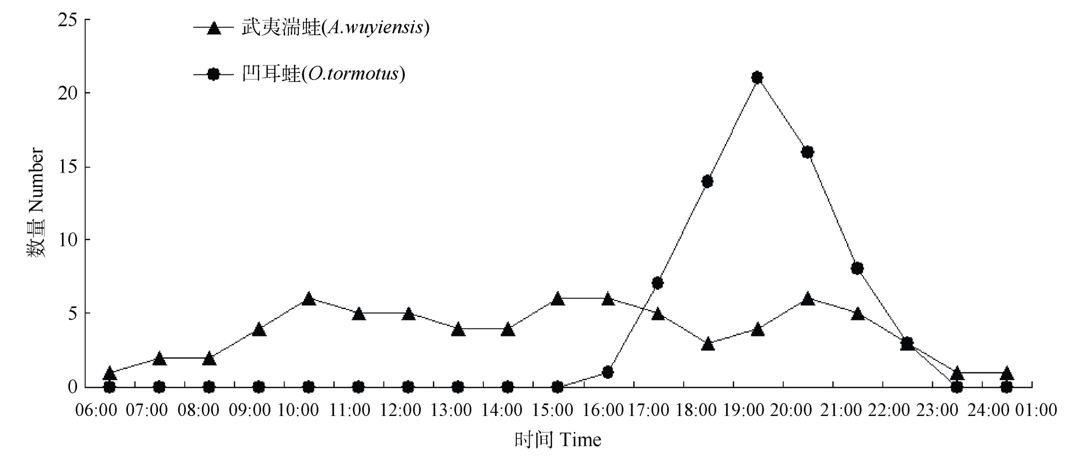


图 1 两种蛙鸣叫活动时段分布 (100 m 样线内从 06：00—24：00 连续 5 d 观测值)

Figure 1 Time distribution of call activities among *A. wuyiensis and O. tormotus*

(Observations conducted on a 100-m line transect from 06:00 to 24:00 over five consecutive days)

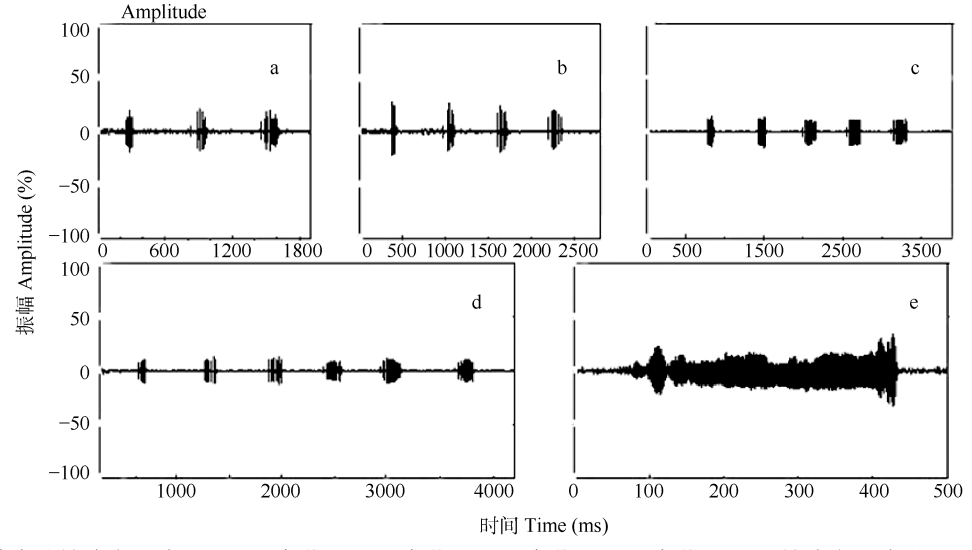


图 2 雄性武夷湍蛙鸣声示波图 (a：3 音节；b：4 音节；c：5 音节；d：6 音节)和凹耳蛙鸣声示波图 (e：单音节长音)

Figure 2 Oscillograms of advertisement calls of male *A. wuyiensis*: (a: 3 syllables; b: 4 syllables; c: 5 syllables; d: 6 syllables) and *O. tormotus* (e: single-syllable call)

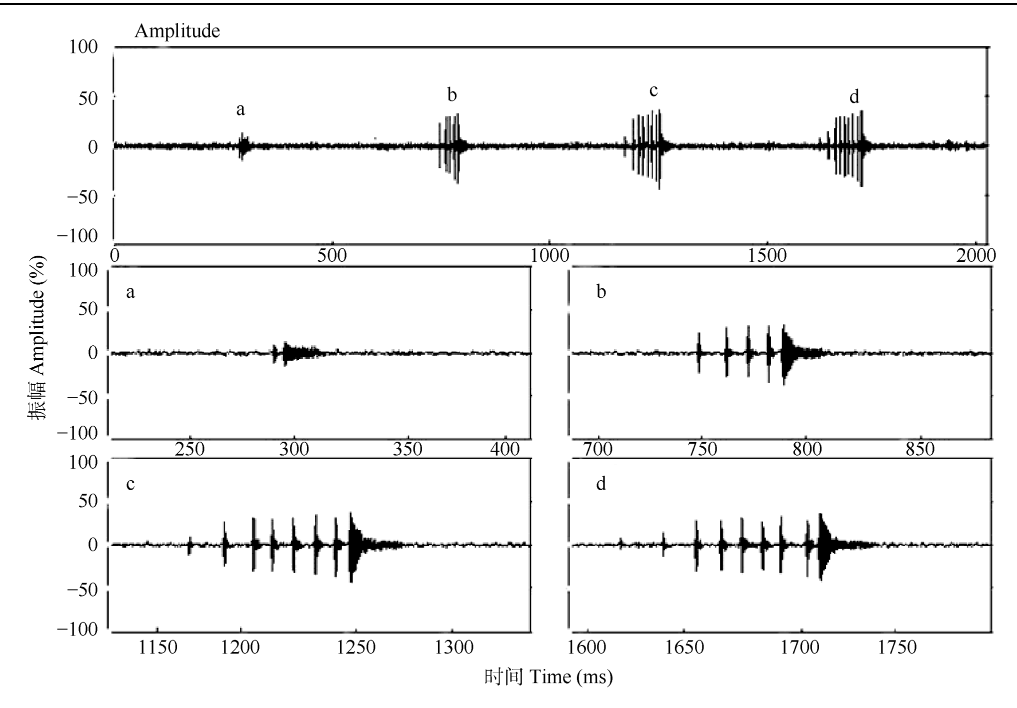


图 3　雄性武夷湍蛙脉冲示波图

Figure 3　Different pulse numbers contained in advertisement calls of male *A. wuyiensis*

a：2 脉冲；b：5 脉冲；c：8 脉冲；d：9 脉冲

a: 2 impulses; b: 5 impulses; c: 8 impulses; d: 9 impulses.

且鸣叫频域较为集中，没有太多变化，不具有超声组分 (图 4a)。能量分布单一，仅一个位于 2 000~2 300 Hz 的主能峰(图 5b)。

白天极少听到凹耳蛙鸣叫，该蛙于 18：00—21:00 有集群鸣叫现象 (图 1)，许多雄蛙攀附在溪流周围矮灌木丛或溪流边岩石上发出鸣音。一只雌蛙周围或同一区域内往往会聚集数十只雄蛙。雄蛙彼此间会有激烈的竞争鸣叫和打斗现象。雄性凹耳蛙在繁殖期间可以发出多种叫声，通常发出“ji、ji”声 (单音节长音)，每次鸣叫一声，间隔一段时间后会

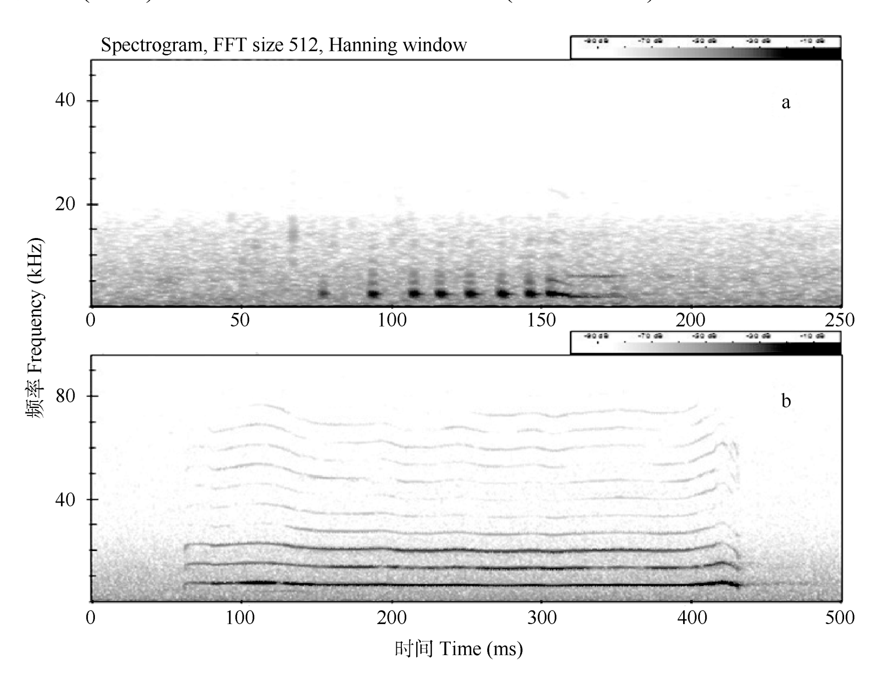


图 4　雄性武夷湍蛙 (a)和凹耳蛙 (b)的鸣声语图

Figure 4　Spectrograms of advertisement calls of *A. Wuyiensis* (a) and *O. tormotus* (b)

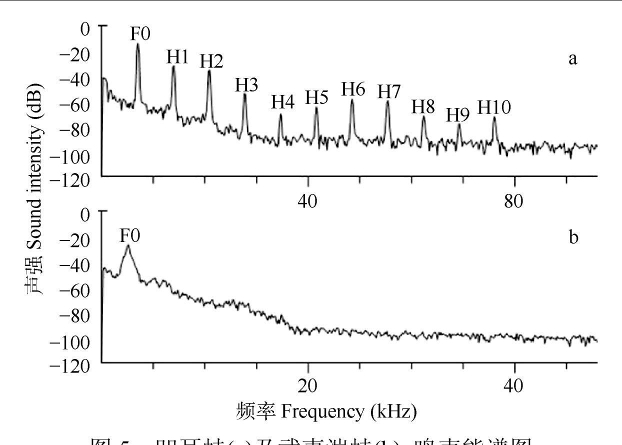


图 5　凹耳蛙(a)及武夷湍蛙(b) 鸣声能谱图

Figure 5　Power spectrum of *O. tormotus* (a) and *A. wuyiensis* (b)

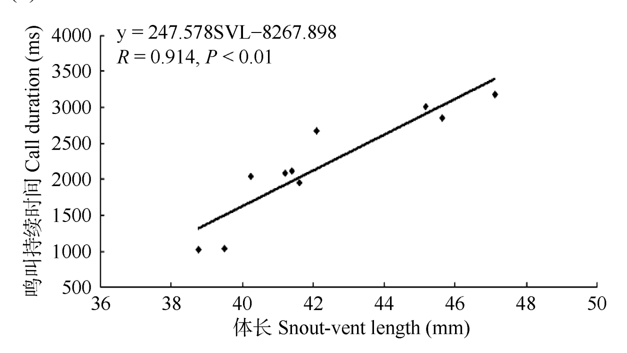


图 6　武夷湍蛙体长与鸣声持续时间的关系图

Figure 6　Relationship between call duration and body size in *A. wuyiensis*

再次发声，每声仅包括单一声脉冲 (图 2e)，每次鸣叫声囊完成一次完全扩张和收缩。若雄蛙发现周围存在雌蛙或领域周围有其他外来雄蛙存在，还会发出“da、da、da…”声，似快速敲击桌面声音，每次鸣叫数十声不等，鸣叫时声囊快速扩张和收缩。此外，有些雄蛙还能发出类似猫叫声及婴儿声等多种不同鸣声。凹耳蛙单音节长音的鸣声主频集中于>5 kHz (表 1)，具有包含超声组分的多重谐波，有些超声组分频率甚至可以达到 80 kHz (图 4b)。频谱分析(图 5a)可见其鸣叫能量分布在多个能峰上。

2.2　声音参数分析

经过统计分析，我们发现雄性武夷湍蛙鸣声平均持续 2 198.20 ms、主频为 2 231.90 Hz、信噪声强差 33.00 dB。雄蛙个体间声音参数的变异系数除主频 (*CV*=5.51)外，其余参数变异较大，其中鸣声持续时间变异最大，为 34.32，主频范围为 2015~2351 Hz，最大值与最小值之差<350 Hz (表 1)。雄性凹耳蛙鸣声平均持续 331.80 ms、主频为 6665.50 Hz、信噪声强差 37.00 dB。主频变异系数 *CV*=19.01 (表 1)，主频范围为 4 630~9 060 Hz，最大值与最小值之差>4000 Hz。

回归分析结果表明，雄性武夷湍蛙的鸣声持续时间与其体长显著相关 (R=0.914, P<0.01)(图 6)，而

表 1　雄性凹耳蛙及武夷湍蛙声音参数统计描述

Table 1　Acoustic parameter statistics of advertisement calls from male *O. tormotus* and *A. wuyiensis*

声音参数 Call parameters	物种 Species	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	方差 *SD*	变异系数 *CV*	均值 t 检验 *t*-test
鸣声持续时间 Call duration (ms)	*A. wuyiensis*	1024.00	3177.00	2198.20	754.51	34.32	*P*<0.001
	O. tormotus	229.00	392.00	331.80	46.71	14.08	
主频 Dominant frequency (Hz)	*A. wuyiensis*	2015.00	2351.00	2231.90	122.95	5.51	*P*<0.001
	O. tormotus	4630.00	9060.00	6665.50	1267.30	19.01	
脉冲率 Pulse rate (1/s)	*A. wuyiensis*	43.00	95.00	66.70	17.64	26.45	*P*<0.001
	O. tormotus	10.20	12.90	11.31	0.88	7.78	
音节数* Syllable numbers	*A. wuyiensis*	3.00	6.00	4.40	1.07	24.32	—
音节持续时间* Mean-syllable duration (ms)	*A. wuyiensis*	112.00	178.00	146.20	20.95	14.33	—
音节间隔* Time interval (ms)	*A. wuyiensis*	260.00	531.00	440.40	101.65	23.08	—
鸣叫率* Call rate (1/s)	*A. wuyiensis*	1.80	2.90	2.12	0.42	19.81	—
信噪声强差 Intensity difference in signal-to-noise (dB)	*A. wuyiensis*	22.00	46.00	33.00	5.69	17.24	*P*=0.383
	O. tormotus	26.00	45.00	37.00	6.63	17.92	
体长 Body size (mm)	*A. wuyiensis*	38.76	47.12	42.27	2.79	6.60	*P*<0.001
	O. tormotus	31.40	37.80	33.70	1.82	5.40	

*: 仅武夷湍蛙。 *: only for *A. wuyiensis*; *n*=10.

雄性凹耳蛙体长与其单音节鸣叫持续时间无显著相关 (R=0.448, P>0.05)。

3 讨 论

两栖类鸣叫的生物学功能主要是保卫领地和吸引雌性 (Jiang et al, 2002；Parris et al, 2009; Wei et al, 2011)。噪音环境下，特别是若噪声频率处在鸣声频率范围内就会产生掩蔽效应，而提高鸣声频率，与环境噪声频率不重叠，就能避免低频噪声对鸣声的掩蔽作用 (Langemann et al, 1998; Slabbekoorn & Peet, 2003)。本研究中，不仅武夷湍蛙及凹耳蛙的鸣叫频率 (鸣叫主频分别为 2 231.90 Hz 及 6 665.50 Hz)远大于环境噪音频率 (252.65 Hz)，且鸣叫声强 (分别为 98.20 dB 及 102.20 dB)也均大于噪音声强 (65.20 dB)，因此，噪音不会掩蔽两者的鸣声。但是，环境噪音会降低声音传播的距离从而影响动物的声音通讯(Brumm & Slabbekoorn, 2005)。本研究数据证实武夷湍蛙的鸣声不具有超声组分 (<20 kHz)，个体不具备利用高频超声避开背景噪音进行种内通讯的条件。但是与凹耳蛙的可听组分相比，武夷湍蛙的鸣声主频也较低 (表 1)，由于高频声音的衰减速度比低频声音更快，因此，我们推测在相同噪音环境下武夷湍蛙声音传播的有效距离更远，更有利于吸引雌性(Slabbekoorn & Peet, 2003)。本研究中亦发现凹耳蛙鸣声谐波包含超声组分，与前人研究描述一致研究(Feng et al, 2002)，同时在录音过程中也发现凹耳蛙可以发出多种不同的鸣声 (即：单音节或多音节长音、单音节或多音节短音、多音节打鼓音、猫叫音及婴儿音等)，与 Feng et al (2009)的描述一致。凹耳蛙种内的高频信号通讯，可能是对高噪音环境的适应，是发声与听觉系统“协同进化”的结果 (Feng et al, 2006; Shen et al, 2008)。

蛙类鸣叫行为是受到能量约束的高耗能活动过程 (Wells et al, 1996)。研究证明，鸣叫的能量大小(持续时间)和身体大小呈正相关 (Castellano & Giacoma, 1998)，如以色列绿蟾蜍 (*Bufo viridis*) (Nevo & Schneider, 1976)以及其它蟾蜍 (Sullivan & Jr, 1988; Howard & Young, 1998)。本研究中武夷湍蛙身体大小与其鸣声时长呈显著正相关 (图 6)，即个体越大，发出的鸣声持续时间越长，同时，鸣声时长在个体间存在较大变异 (CV=34.32)。因此，我们推测雄性武夷湍蛙可能通过鸣声时长的变化来体现自身品质的好坏，并以此吸引雌蛙以及完成种内通讯 (Sullivan et al, 1995)，这种推测需要我们进一步研究验证。按照信息理论的预测，噪音环境下通过延长声信号之间的时间间隔(冗余)能够提高声信号被接收的可能 (Shannon & Weaver, 1949)。如在对日本鹌鹑(*Coturnix coturnix japonica*)和王企鹅(*Aptenodytes patagonicus*)的研究中发现，随着背景噪音的提高，物种鸣叫的音节数增加 (Potash, 1972；Lengagne et al, 1999)。在本研究中，我们发现武夷湍蛙的单个鸣声中含有多个(3~6 个)音节，而一个音节中又包含多个(2~9 个)声脉冲 (图 2，图 4)，武夷湍蛙的这种发声方式 (多音节鸣叫)可能有助于其在噪音环境下完成种内声通讯。与武夷湍蛙相比，凹耳蛙则采用了单一声脉冲的发声方式，每个音节只含有单个声脉冲，能量也集中在单一脉冲上 (图 2，图 4)。虽然这种发声方式与持续的背景噪音相似，但其声脉冲频率 (6 665.50 Hz)显著高于背景噪音 (252.65 Hz)，同样可以有效避免周围环境噪音的干扰而进行个体识别和种内交流 (Feng et al, 2006)。另外，从两种蛙的鸣叫时间节律来看，我们发现凹耳蛙的繁殖鸣叫季节在 4—5 月，日发声时间主要集中在 18：00—21：00，而武夷湍蛙的繁殖鸣叫季节在 4—7 月，日发声时间较为分散 (图 1)。武夷湍蛙的这种鸣叫方式增加了鸣叫频次，有利于其有效完成种内通讯。最后，发声的武夷湍蛙个体之间在空间分布上较为分散且很少同时鸣叫，从而在一定程度上减少了同种个体间叫声的相互干扰(生物噪音)而利于种内通讯。

标记重捕以及相关文献资料表明，繁殖季节中凹耳蛙雌、雄性比差异较大(<1:10) (Chen，1991)。根据我们的野外观察发现，一只成年雌性凹耳蛙周围或同一块区域内常常会聚集数十只该种雄蛙，因此，雄性个体为争夺交配权而出现的激烈竞争(Feng et al, 2009)导致个体需要努力改变自身的发声方式以获得雌蛙青睐 (Ryan, 1985；Wells, 1988)。另一方面，由于凹耳蛙体型较小，体内能量储存有限，加上高声信号频率在空气中衰减较快，如果改变发声策略 (如提高发声频率或延长鸣声持续时间)来提高声信号传播，势必消耗更多的能量，因为提高发声频率或延长鸣声持续时间所消耗的能量要远远大于提高鸣声主频所需要的能量支出 (Parris, 2002)。所以，我们推测凹耳蛙可能采取提高声信号频率的通讯策略，比纯粹提高声音强度或改变鸣声

时间参数 (如提高发声率、延长鸣声持续时间及改变鸣叫起始时间等)更加符合生物体“节省能量”的生存原则 (Shen，2006)。同时，凹耳蛙鸣叫主频个体间存在的较大变异也许是种内竞争的结果 (表1)。此外，对凹耳蛙鸣叫主频和噪音值的相关分析也发现，不同噪音区域的凹耳蛙鸣叫主频会随着噪音的升高而增加 (未发表数据)，这可能也是凹耳蛙通过改变发声频率(单音节长音)来抵抗噪音影响的一个很好的佐证。

致谢：感谢美国伊利诺斯大学 Albert S. Feng 教授所提供的超声录音设备以及在野外和写作过程中给予的指导和帮助；感谢中国科学院成都生物研究所唐业忠研究员在初稿写作过程中提出的宝贵意见及建议。

参考文献：

Arch VS, Grafe TU, Narins PM. 2008. Ultrasonic signaling by a Bornean frog. *Biology Letters,* **4**(1): 19-22.

Arch VS, Richards-Zawaki CL, Feng AS. 2011. Acoustic communication in the Kihansi spray toad (*Nectophrynoides asperginis*): Insights from a captive population. *Journal of Herpetology,* **45**(1): 45-49.

Arch VS, Grafe TU, Gridi-Papp M, Narins PM. 2009. Pure ultrasonic communication in an endemic Bornean frog. *PLoS ONE,* **4**(4): 5413-5420.

Bee MA. 2004. Within-individual variation in bullfrog vocalizations: Implication for a vocally mediated social recognition system. *Journal of Acoustical Society of America,* **116**(6): 3770-3781.

Bee MA, Micheyl C. 2008. The cocktail party problem: what is it? How can it be solved? And why should animal behaviorists study it? *Journal of Comparative Psychology,* **122**(3): 235-251.

Brumm H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology,* **73**(3): 434-440.

Brumm H, Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior,* **35**: 151-209.

Castellano S, Giacoma C. 1998. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Animal Behaviour,* **56**(2): 275-287.

Chen BH. 1991. Anhui Amphbia & Repetila. Hefei: Anhui Press of Sciences & Technology (in Chinese).

Cynx J, Lewis R, Tavel B, Tse H. 1998. Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour,* **56**(1): 107-113.

Feng AS, Narins PM, Xu CH. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. *Naturwissenschaften*, **89**(8): 352-356.

Feng AS, Riede T, Arch VS, Yu ZL, Xu ZM, Yu XJ, Shen JX. 2009. Diversity of the vocal signals of concave-eared torrent frogs (*Odorrana tormota*): Evidence for individual signatures. *Ethology,* **115**(11): 1015-1028.

Feng AS, Narins PM, Xu CH, Lin WY, Yu ZL, Qiu Q, Xu ZM, Shen JX. 2006. Ultrasonic communication in frogs. *Nature,* **440**(7082): 333-336.

Halfwerk W, Slabbekoorn H. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour,* **78**(6): 1301-1307.

Howard RD, Young JR. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour,* **55**(5): 1165-1167.

Jiang JP, Xie F, Fei L, Ye CY, Zheng M. 2002. Mating calls of six forms of pleobatid in Wa Wu Mountain National Forest Park, Sichuan, China (Anura: Pelobatidae). *Zoological Research,* **23**(1): 89-94.

Langemann U, Gauger B, Klump GM. 1998. Auditory sensitivity in the great tit: perception of signals in the presence and absence of noise. *Animal Behaviour,* **56**(3): 763-769.

Lengagne T, Aubin T, Lauga J, Jouventin P. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communication in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society,* **266**(1429): 1623-1628.

Nevo E, Schneider H. 1976. Mating call pattern of green toads in Israel and its ecological correlate. *Journal of Zoology,* **178**(1): 133-145.

Parris KM. 2002. More bang for your buck: the effect of caller position, habitat and chorus noise on the efficiency of calling in the spring peeper. *Ecological Modelling,* **156**(2): 213-224.

Parris KM, Velik-Lord M, North JMA. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic noise. *Ecology and Society,* **14**(1): 25.

Potash LM. 1972. Noise-induced changes in calls of the Japanese quail. *Psychonomic Science,* **26**(1): 252-254.

Ryan MJ. 1985. The Tangara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. Chicago: University Chicago Press, 230 pp.

Ryan MJ. 2001. Feature weighting in signal recognition and discrim ination in tuńgara frogs. *In*: Ryan MJ, ed. Anuran Communication. Washington DC: Smithsonian Institution, 86-101.

Shannon CE, Weaver W. 1949. The Mathematic Theory of Communication. Urbana: Illinois University Press.

Shen JX. 2006. Novel progress on acoustic communication in the concave-eared torrent frog and its revelation. *Science Foundation in China,* **20**(6): 321-322. (in Chinese)

Shen JX, Feng AS, Xu ZM, Yu ZL, Arch VS, Yu XJ, Narins PM. 2008. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls. *Nature,* **453**(7197): 914-916.

Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature,* **424**(6946): 267.

Sullivan BK, Wagner WEW Jr. 1988. Variation in advertisement and release calls, and social influences on calling behavior in the Gulf Coast toad (*Bufo*

valliceps). *Copeia,* **1988**(4): 1014-1020.

Sullivan BK, Ryan MJ, Verrell P. 1995. Female choice and mating system structure// Heatwole H, Sullivan B K, eds. Amphibian Biology, Vol. 2. NSW, Australia: Surrey Beatty & Sons, 469-517.

Parks SE, Johnson M, Nowacek D, Tyack PL. 2011. Individual right whales call louder in increased environmental noise. *Biology Letters,* **7**(1): 33-35.

Ward S, Speakman JR, Slater PJB. 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour,* **66**(5): 893-902.

Wei L, Lin ZH, Ma XM, Zhao LH, Ma XH. 2011. Acoustic characteristics of the tiger frog, *Hoplobatrachus rugulosus*, during the breeding season. *Zoological Research,* **32**(4): 456-460.

Wells KD. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. *In*: Fritzsch B, Ryan M J, WiZSzynski W, Hetherington TE, Walkowiak W. The Evolution of the Amphibian Auditory System. New York: John Wiley and Sons, 433-454.

Wells KD, Taigen TL, O'Brien J. 1996. The effect of temperature on calling energetics of the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Amphibia-Reptilia,* **17**(2): 149-58.

Yu BG, Zheng RQ. 2009. The advertisement call of the giant spiny frog *Paa spinosa*. *Current Zoology,* **55**(6): 411-415.